第２講　神経細胞の興奮(2)・発生

(A)　神経細胞(ニューロン)は特徴的な形状をもっている。神経細胞の細胞体からは，ふつう１本の軸索と多数の樹状突起が突き出ている。通常，神経細胞の細胞内の電位は，細胞外の電位より 60 ～ 90 mV 低くなっている。この状態の電位を静止電位という。細胞に与える刺激を徐々に強くしていくと，ある強さに達したときに細胞内外の電位差の正負が逆転し，速やかに元に戻る。このような電位変化を活動電位という。①活動電位は Na^+ が流入することにより発生するが，Na^+ の流入の駆動力は細胞内外の Na^+ の濃度差である。

問１　下線部①について，Na^+ の濃度差の発生と細胞内への流入には，チャネルとポンプが関与している。この２つのタンパク質のはたらきの違いについて，解答欄の枠の範囲内で説明せよ。

問２　ある種の微生物は，チャネルロドプシンとよばれる光刺激で開くチャネルをもっている。チャネルロドプシンにはいくつかの種類があり，Na^+ を透過するものや Cl^- を透過するものが知られている。Na^+ を透過するチャネルロドプシンの遺伝子を神経細胞に導入して発現させると，光刺激で神経細胞を興奮させることができるようになる。この神経細胞を同じ強度で波長が異なる光を照射して刺激し，活動電位の大きさを測定したところ，**図１**のようになった。また，このチャネルロドプシンの波長ごとの吸光度を測定したところ，**図２**のようになった。２つのグラフの形が一致しない理由を，解答欄の枠の範囲内で説明せよ。

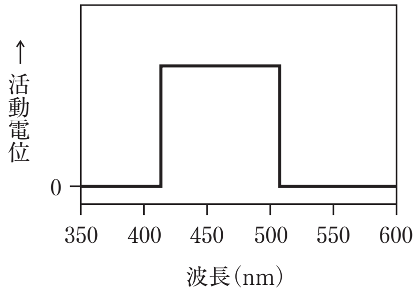


図１

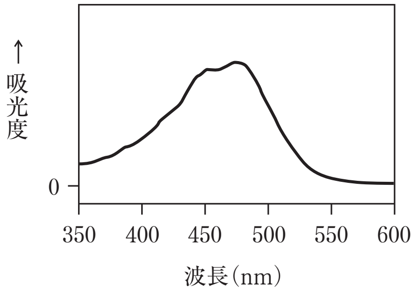


図２

問３　光刺激によって細胞内に Cl^- を流入させるチャネルロドプシンを神経細胞で発現させた。この神経細胞を暗黒下で電気的に刺激すると，**図３**のように，細胞内の電位が $-V_1$ から V_2 に変化するような活動電位が発生した。これと同じ強さの電気刺激を与えながらさまざまな強さの光刺激を与えた場合，この細胞はどのような応答を示すと考えられるか，可能性のあるものを**図４**の(あ)〜(か)からすべて選べ。ただし，光刺激による $-V_1$ の変化は考慮しないものとする。

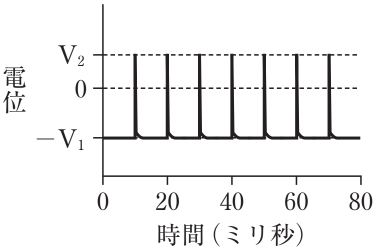


図３

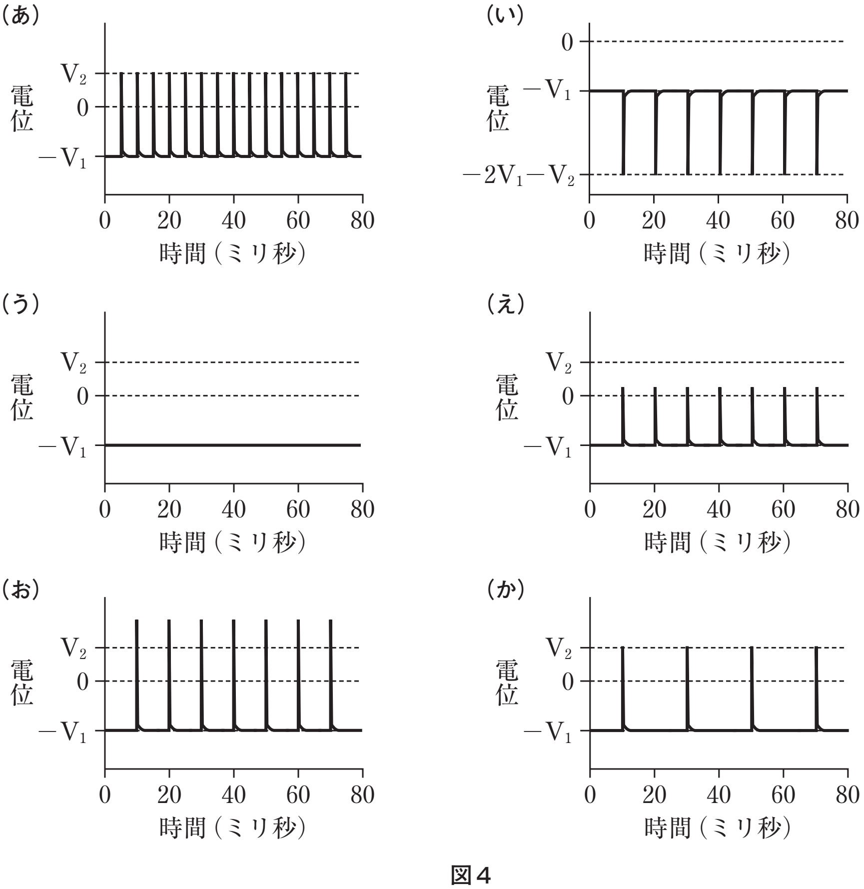


図４

(B)　アフリカツメガエルの未受精卵は，動物極側と植物極側とでは構成成分に明確な差があるが，動物極と植物極とを結ぶ軸を中心とする回転対称体であり，将来の背腹の方向性は決まっていない。精子が卵に進入することによりこの対称性が崩され，将来の背腹を決める極性が生じることになる。

正常発生を詳細に調べてみると(**図５のＡ**)，受精後 10 ～ 15 分頃に，卵細胞膜と受精膜の間に間隙が生じ，卵は受精膜の中で比重の大きな植物極側が下になるように回転する。同じ頃，卵の内部細胞質に流動性が生じる。そのため，これ以降は卵を傾けると内部細胞質は重力によって卵内で移動するようになる。

その後，第一卵割開始までの間に，卵細胞膜を含む表層細胞質と内部細胞質との間で中心角にして約 30 度のずれ(表層回転)が起こる。これにより植物半球では表層細胞質は精子進入側とは反対方向に移動する(**図５のＡ**の黒い太矢印)。初期原腸胚期になると，植物極付近の表層細胞質が移動した方向に原口が生じ，この側に，①背側中軸構造が形成されるため，通常は精子進入点の反対側が胚の背側となる。

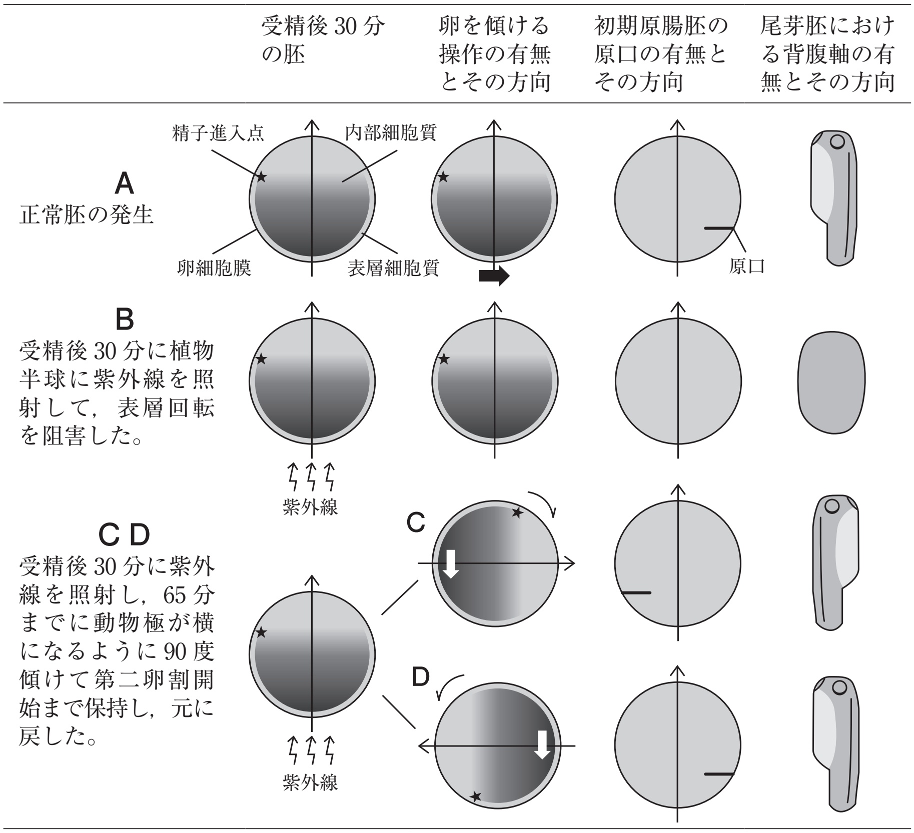
問４　下線部①の背側中軸構造について以下の問いに答えよ。

ａ．最も基本的な背側中軸構造の名称を２つ挙げよ。

ｂ．尾芽胚胴部横断面の全体の概略図を描け。さらに，ａで挙げた２つの組織の位置を図中に示せ。

アフリカツメガエル卵の発生速度は温度により異なるが，水温20℃では，受精から第一卵割開始までの時間は100分である。この温度条件下で以下の実験１と実験２を行った。

実験１：受精後30分に卵の植物半球へ紫外線を照射して表層回転を阻害すると，胚は背側中軸構造を作ることができなくなり，腹側の特徴をもった丸い細胞塊になった(**図５のＢ**)。ところが紫外線照射で表層回転を阻害した胚を受精後65分までに動物極が横になるように90度傾け，第二卵割開始時まで保持して元に戻すと，胚は背側中軸構造をもった正常な形態の胚に発生することができるようになった。この実験では，精子進入点の位置に関わらず，傾けた時に上になっていた側が常に背側になった(**図５のＣＤ**)。

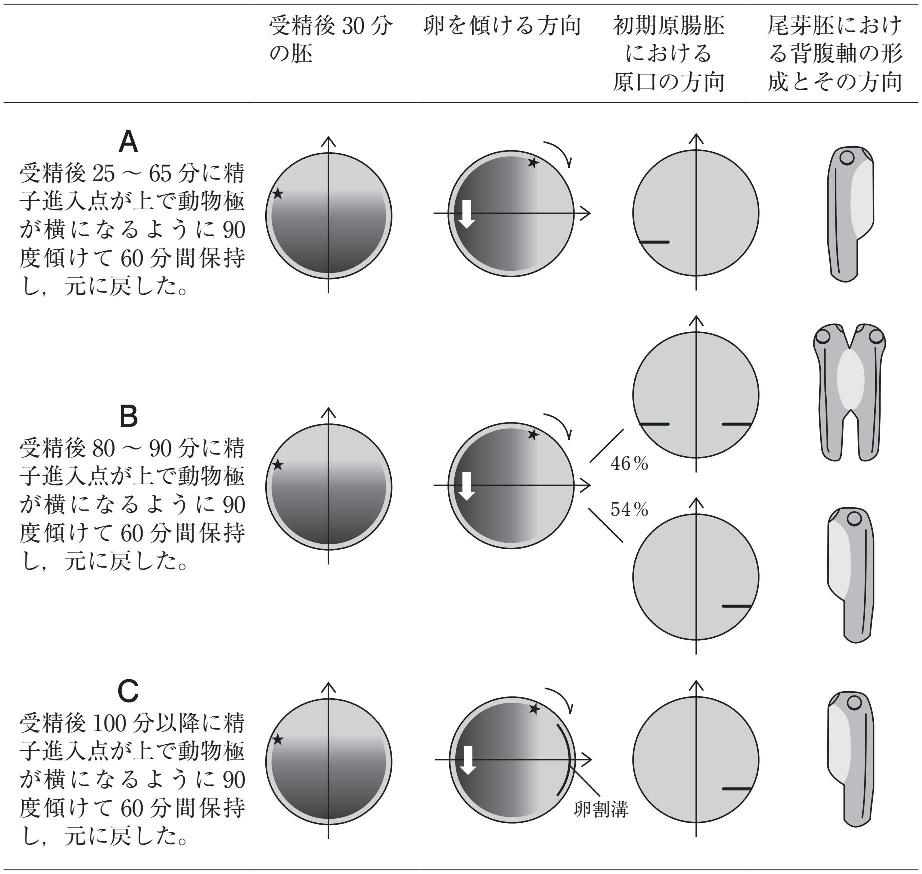


内部細胞質の黒い部分は比重の大きな植物極側細胞質の分布を示す。↑は動物極の方向，➡は正常胚における表層細胞質のずれの方向，⇩は重力により比重の大きな内部細胞質が移動する方向を示す。

図５

問５　実験１の結果から明らかになった背側中軸構造の形成に必要な条件を記せ。

実験２：正常な受精卵を，受精後さまざまな時間に動物極が横で精子進入点が上になるように90度傾けて60分間保持した後に元に戻した。受精後25～65分に傾ける操作を開始した場合には，背側中軸構造が精子進入側にでき，背腹軸の逆転が起こった(**図６のA**)。しかし受精後65分以降に傾ける操作を開始すると，背腹軸逆転の効果は時間の経過と共に減少した。第一卵割が開始し卵割溝が形成された受精後100分以降には，卵を傾けても背腹の極性への影響がなくなり，正常胚と同様に精子進入点の反対側が背側になった(**図６のC**)。ところが，第一卵割直前の②受精後80～90分に傾ける操作を開始したものでは，約半数の胚で精子進入点の反対側が背側となり，残りの約半数の胚は双軸胚となった(**図６のB**)。



内部細胞質の黒い部分は比重の大きな植物極側細胞質の分布を示す。↑は動物極の方向，⇩は重力により比重の大きな内部細胞質が移動する方向を示す。

図６

問６　背腹軸の方向の決定に関して，実験２の結果から明らかになったことを記せ。

問７　下線部②で胚軸が２本生じた理由について考察せよ。

問８　原口および背側中軸構造の形成に関する以下のａ～ｄの記述から適切なものを全て選べ。

ａ．精子進入点は将来の背腹軸性を予測するための目安にはなるが，確実な背腹軸性のマーカーにはならない。

ｂ．卵を傾ける実験を行うと，必ず内部細胞質が移動した側とは反対の側に背側中軸構造ができる。

ｃ．**図６**のＢの実験をより低い水温である17℃で行うと，精子進入点の反対側が背側になる胚の割合が増える。

ｄ．正常発生において将来原口ができる方向は，第一卵割が終了した段階で，すでに決まっている。

< Note >

第２講

(A)

問１　チャネルは Na^+ を濃度差に従って細胞内へ輸送させる。ポンプは ATP を利用して Na^+ を濃度差に逆らって細胞外へ輸送させ，細胞外の Na^+ 濃度を高く，細胞内の Na^+ 濃度を低く保つ。

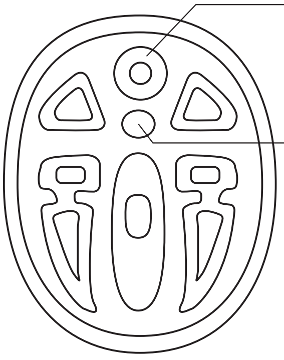
問２　チャネルロドプシンは，光の波長によって吸光度が異なり，吸光度が高い波長の光では閾値をこえるため活動電位が生じるが，吸光度が低い波長の光では閾値をこえないため活動電位は生じない。

問３　(う)，(か)

(B)

問４　a：脊索，神経管

b：下図



問５　背側中軸構造の形成のためには，内部細胞質に対する表層細胞質の回転が必要であり，植物極側の表層細胞質が回転した方向に背側中軸構造が形成される。

問６　表層回転による背腹軸の決定は，受精後 65 分の段階では未確定だが，100 分の段階では確定している。

問７　受精後 80 ～ 90 分までに精子侵入に伴う表層回転によって１本目の胚軸が決定した。また，植物極付近の表層細胞がまだ背腹軸を決定する能力を有していたため，卵を傾けることで生じた表層回転によって移動した先でもう１本の胚軸が決定した。

問８　**a・d**